CDD: 584.15

ESTUDOS ECOFISIOLÓGICOS DE ORCHIDACEAE DA AMAZÔNIA I. - IDENTIFICAÇÃO DA VIA C_3 E CAM EM QUATORZE ESPÉCIES QUE VEGETAM NO ESTRATO TERRESTRE DE UMA CAMPINA DA AMAZÔNIA CENTRAL. [1]

Luiz Carlos de Matos Bonates [2]
Pedro Ivo Soares Braga [3]

RESUMO - Do estrato terrestre da Campina, foram estudadas espécies de Orchidaceae *das subfamílias* Neottioideae *e* Epidendroideae. *A ocorrência da via CAM só foi detectada em espécies da subfamília* Epidendroideae, *que é a mais evoluída da família. A ocorrência da via C_3 foi detectada em* Neottioideae *(mais primitiva) e também em* Epidendroideae. *A ocorrência da via C_3 pode ser interpretada como uma provável característica primitiva remanescente e a via CAM, um avanço adaptativo para a colonização de ambientes mais xéricos, do tipo campina aberta. Entretanto, um estudo com um maior número de espécies poderá comprovar tal interpretação.*

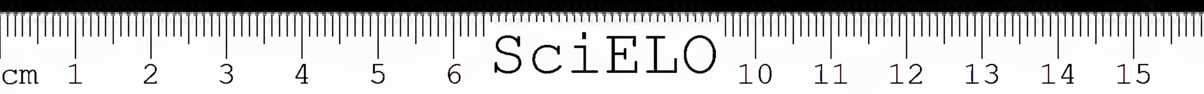
PALAVRAS-CHAVE: Plantas CAM, Ecofisiologia, Campina, *Orchidaceae.*

---

1 Parte da Dissertação de Mestrado apresentada pelo primeiro autor ao Curso de Pós-Graduação em Botânica do INPA/FUA, Manaus- AM.

2 Pesquisador do Deptº de Botânica do INPA; C.P. 478; 69.083, Manaus-AM.

3 Professor do Deptº de Botânica da UFMG C.P. 2486; 31.270 Belo Horizonte-MG.



ABSTRACT: Terrestrial orchid species from subfamilies Neottioideae *and* Epidendroidea *were studied in the white sand campina environment. CAM photosynthesis was found only in the, Epidendroideae, the most advanced orchid subfamily. C3 photosynthesis was found in the more primitive* Neottoideae, *as well as the* Epidendroideae. *The C_3 pathway can be interpreted as a probable remnant primitive character, while the CAM pathway could be an advanced adaptation for occupying xeric environments such as the open white sand campina. A study including more species might prove such an interpretation.*

KEY WORDS: CAM Plants, Ecophysiology, Campina, Orchidaceae.

INTRODUÇÃO

As Orchidaceae constituem uma das maiores famílias de plantas floríferas e seus membros ocupam muitos nichos ecológicos (Holttum 1953). De acordo com Withner (1974) e Avadhani et al. (1980), um grande número de adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas, como as vias alternativas de fixação de CO_2 entre outras, podem ser encontradas nas Orchidaceae, sendo que fotossínteses C_3 e CAM já foram comprovadas nesta família. Avadhani et al., 1978, 1980; Kluge & Ting 1978; Arditti, 1979, sugerem a possibilidade de que a via C_4 possa existir em Orchidaceae.

Evans (1971) reporta que a distribuição taxonômica e os mecanismos fisiológicos conhecidos, sugerem que o ciclo da Calvin Benson (C_3) seja a via mais primitiva de fotossíntese e, que as vias fotossintéticas CAM e C_4 sejam um suplemento à antiga via C_3.

Coutinho (1964) chama a atenção para o fato de que epífitas e herbáceas terrestres vivem em condições edáficas e microclimáticas que, com relativa facilidade, podem tornar-se áridas. Por isso, muitas destas plantas comportam-se como espécies altamente homeohídricas, apresentando grande controle de seu balanço hídrico. As Orchidaceae que vegetam no estrato terrestre da Campina convivem periodicamente, durante o ano, com uma situação semelhante à descrita.

Black (1973); Osmond *et al.* (1973); Medina *et al.* (1976, 1977); Osmond (1978) informam que plantas CAM são ambientalmente sensíveis e podem usar facultativamente diversos caminhos fotossintéticos do CO_2, de acordo com o desenvolvimento das condições ambientais.

Como adaptações para períodos de estiagem, acompanhados de temperaturas elevadas e grande luminosidade durante o dia e de baixas temperaturas durante a noite,



alguns tipos de Orchidaceae adotariam o seguinte comportamento: durante as horas do dia, com a temperatura elevada, o córtex das árvores e raízes secas, e a umidade relativa baixa, os estômatos se abririam e a relação entre temperatura/umidade relativa não causaria assim "deficit hídrico", sendo então que ocorreria a assimilação do CO_2. Este seria estocado nos vacúolos e, com a presença da luz durante o próximo dia, seria descarboxilado e sintetizado. Este fenômeno, é conhecido como "Efeito de Saussure" (Coutinho 1963, 1969; Medina 1974, 1977; Wiesberg 1981; Braga 1981c).

O presente estudo é o primeiro de uma série que visa proporcionar dados para o entendimento da correlação da via de fixação de CO_2 e anatomia foliar com a distribuição espacial de algumas Orchidaceae do estrato terrestre da Campina da Reserva Biológica do INPA/SUFRAMA BR-174, Km 45, dando continuidade aos estudos realizados por Braga (1976, 1977, 1978, 1979, 1981a, 1981b, 1981c, 1982a, 1982b, 1983, 1987a, 1987b) e Braga & Vilhena (1981).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O presente trabalho foi realizado com material coletado na Reserva Biológica de Campina do INPA/SUFRAMA, BR-174, Km 45, estrada Manaus-Caracaraí, latitude 2° 30' 00" S, longitude 60° 00' 00" W e altitude de 44 metros (Ribeiro & Santos 1975).

Material estudado

Foram estudadas quatorze espécies de Orchidaceae ocorrentes no substrato terrestre de vegetação de Campina aberta e Campina sombreada da Reserva Biológica INPA/SUFRAMA. Salienta-se que muitas destas Orchidaceae são epífitas mas por vários fatores, caem do seu substrato e encontram no estrato terrestre de Campina, condições adequadas para sobrevivência, tais como intensidade luminosa e drenagem. Foram incluídas no presente estudo apenas aquelas espécies terrestres ou epífitas com hábito secundário terrestre citadas no estudo fitossociológico empreendido por Braga (em preparação) no estrato terrestre do referido ecossistema. Maiores detalhes podem ser encontrados consultando Braga (1977, 1982b).

O material apresentado foi listado em ordem alfabética e identificado por Pedro Ivo Soares Braga, especialista na família Orchidaceae, estando o material de referência depositado no Herbário do INPA (Tabela 1).



As subfamílias e gêneros constantes neste trabalho estão de acordo com Pabst & Dungs (1975, 1977).

Tabela 1 - Subfamílias, espécies e material testemunho das Orchidaceae constantes neste trabalho (de acordo com Pabst & Dungs 1975, 1977, Braga 1977, 1982b.)

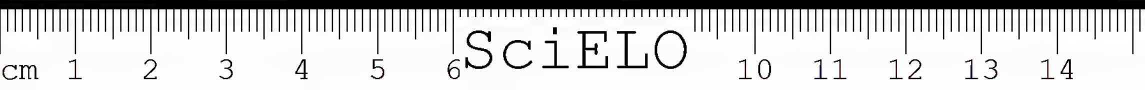
SUBFAMÍLIA	ESPÉCIE	MATERIAL ESTUDADO
NEOTTIOI-DEAE	Sobralia fragrans Lindl.	PIS. BRAGA 2801(INPA) 49734
	Sobralia macrophylla Rchb. f.	PIS. BRAGA 2795(INPA) 49729
EPIDEN-DROIDEAE	Bifrenaria longicornis Lindl.	PIS. BRAGA 2759(INPA) 49732
	Brassavola martiana Lindl.	PIS. BRAGA 2951(INPA) 51125
	Catasetum discolor Lindl.	PIS. BRAGA 2952(INPA) 52830
	Cattleya eldorado Linden	PIS. BRAGA 2803(INPA) 49736
	Eneyelia fragrans (Sw.) Lemmé	PIS. BRAGA 2796(INPA) 49730
	Encyelia tarumana Sehltr.	PIS. BRAGA 2794(INPA) 49728
	Encyclia vespa (Vell.) Dressl.	PIS. BRAGA 2938(INPA) 51086
	Epidendrum compressum Griseb.	PIS. BRAGA 2802(INPA) 49735
	Epidendrum huebneri Schltr.	PIS. BRAGA 2793(INPA) 49727
	Epidendrum nocturnum Jacq.	PIS. BRAGA 2804(INPA) 49737
	Maxillaria camaridii Rchb. f.	PIS. BRAGA 2798(INPA) 49731
	Maxillaria Pendens Pabst.	PIS. BRAGA 2904(INPA) 49743

Tratos culturais

Coletaram-se indivíduos adultos na Campina, sendo os mesmos posteriormente cultivados em casa de vegetação, onde foram submetidos a condições de deficiência hídrica e a altas taxas de luminosidade, buscando reproduzir as condições xéricas da Campina. Para a análise de discriminação de relação do Carbono 13C/12C, discutida posteriormente nestes capítulos, foram coletadas folhas no período de seca (junho a novembro) sob condições de deficit hídrico, que foram desidratadas posteriormente em estufa e enviadas para análises.

Utilizaram-se folhas perfeitamente desenvolvidas.

Os dados são inéditos para todas as espéeies estudadas, excetuando-se *Epidendrum huebneri* Sehltr., que foi estudada anteriormente por Braga & Vilhena (1981).



O objetivo do presente trabalho é discriminar as vias de fixação de CO_2 (C_3 e CAM) em algumas Orchidaceae, de maneira puramente qualitativa. Para este fim, utilizaram-se métodos quantitativos precisos (discriminação do 13C/12C e resistência difusiva dos estômatos) com o método qualitativo das de fixação de CO_2 (colorimétrico de Kauko).

Wiesberg (1981) comparou o método da discriminação do 13C/12C com o método colorimétrico de Kauko, para separar plantas C_3 de plantas CAM e obteve resultados similares para os dois. Vários autores têm utilizado estes dois métodos (Medina & Troughton 1974; Medina *et al.* 1977).

Os dados fisiológicos foram coletados ao longo do mês de outubro de 1983, no Campus do INPA e os climatológicos baseados em Ribeiro & Santos (1975), Ribeiro (1984) e no Boletim Agrometereológico da EMBRAPA (1984).

Discriminação da razão 13C/12C - A discriminação das vias C_3 e CAM pela análise da razão 13C/12C tem sido usada por muitos autores, como Medina & Troughton (1974), Troughton *et al.* (1974); Wiesberg (1981), entre outros.

As marcantes diferenças entre as enzimas carboxilantes que regulam a fixação primária em vegetais superiores mostram variações na proporção dos isótopos estáveis do carbono, que incorporam-se como CO_2 na matéria orgânica sintetizada. A RUDP-carboxilase (C_3) utiliza preferencialmente o tipo molecular CO_2 de massa (carbono 12), sendo que a PEP-carboxilase (CAM e C_4) utiliza igualmente o CO_2 de massa 44 e 45 (Carbono 13). A relação entre 13C/12C no material permite determinar que a via de entrada do C na planta, sendo a discriminação do Carbono 13 expressa por δ 13C (Ducatti; Salati & Matsui 1979).

As plantas C_3, C_4 e CAM apresentam um espectro de distribuição de valores δ 13C que permitem diferenciá-las nitidamente (Tabela 2), em condições ideais de relação entre água, planta, de temperatura, intensidade luminosa e foto-periodismo. Medina *et al.* (1977); Osmond (1978); Wiesberg (1981) reportam que as plantas CAM apresentam valores de δ 13C semelhantes a C_4 e que a variação dos valores de δ 13C em plantas CAM depende das condições ambientais, pelo fato das mesmas serem ambientalmente sensíveis, principalmente à temperatura, onde o metabolismo CAM ocorre a partir de temperaturas inferiores a 20° C, sendo que a temperaturas maiores há redução drástica de fixação de CO_2.

Para maior precisão em plantas CAM que, por condições ambientais, apresentam valores próximos aos das plantas C_3, o método colorimétrico de Kàuko torna-se um importante auxiliar na separação das duas vias fotossintéticas.



Utilizou-se a espectometria de massa para a análise relativa da razão 13C/12C, de acordo com a metodologia discutida por Ducatti; Salati & Matsui (1979), para a determinação de plantas C_3 e CAM.

Os ensaios foram realizados no Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA). Os erros analíticos são de ± 0,2%.

Tabela 2 - Variação da faixa de valores $\delta^{13}C$ para plantas C_3, C_4 e CAM. Baseada em diversos autores.

AUTOR	PLANTA C_3	PLANTA C_4	PLANTA CAM
CRAIG (1957)	Em torno de -28%	Em torno de -15%	Em torno de -15%
BENDER *et al.* (1973)	Em torno de -23 a -34%	Em torno de -10 a -18%	Em torno de -14 a -33%
MEDINA *et al.* (1976)	Em torno de -21 a -36%	Em torno de -10 a -19%	Em torno de -10 a -19%
OSMOND (1978)	Em torno de ...	Em torno de ...	Em torno de -10 a -27%

Resistência difusiva dos estômatos - A resistência difusiva dos estômatos ao vapor de água foi determinada com um porômetro de difusão Lambada, Modelo LI-60, com sensor horizontal, Modelo LI- 155, com câmara adaptada por Kanemasu *et al.* (1969). O fluxo de vapor de água que difunde-se da folha à câmara do porômetro provoca variações na passagem de corrente elétrica em um galvanômetro conectado a um sensor de umidade, sendo determinada em s. cm^{1}.

Foram feitas medições ao longo de 24 horas, obedecendo os seguintes horários: 07:00, 09:00, 12:00, 18:00, 20:00, 01:00, 04:00 horas, tomando três leituras em cada intervalo para cada espécie e repetindo-se este procedimento três vezes ao longo de outubro/novembro.

Não foi possível fazer leituras em folhas de *Brassavola martiana* Lindl., pelas mesmas serem cilíndricas, o que impede o acoplamento do sensor horizontal. Tampouco foi feita *Epidendrum huebneri* Schltr., que foi anteriormente estudada por Braga & Vilhena (1981).



Teste colorimétrico de Kauko - As folhas foram coletadas e trazidas para o laboratório em câmara úmida, tomando-se o cuidado de verificar com um estereomicroscópio Zeiss a não ocorrência de epífilas. Após o exame, foram cortados pedaços no sentido transversal ao eixo da folha, procurando-se preservar a nervura principal. Estes foram colocados em tubos de ensaio contendo solução de Kauko em equilíbrio com a atmosfera. Os tubos foram envolvidos com papel de alumínio e fechados com tampas de borracha e colocadas em uma incubadeira "Precision" Modelo CGA, com temperatura constante de 18°C. Justifica-se a escolha desta temperatura uma vez que a mínima absoluta na Campina é de 17, 7°C e, segundo Medina *et al.* (1977), a fixação noturna de CO_2 começa a partir de 20°C, sendo o ótimo na faixa de 15°C.

Para cada espécie foi feita uma bateria de dez tubos e um controle (de acordo com Coutinho 1963, 1964, 1969, 1970; Medina *et al.* 1977; Osmond 1978).

O método consiste basicamente na verificação das variações do pH da solução de Kauko, conforme a atmosfera apresente maiores ou menores teores de CO_2 no ar, graças às modificações da cor da solução. Quando o teor de CO_2 livre no meio diminui, a solução torna-se mais alcalina e adquire uma coloração púrpura com a faixa de pH entre 8,2 à 9,2, indicando que houve fixação de CO_2 no meio. Quando o teor de CO_2 livre aumenta no meio, a solução torna-se mais ácida e colore-se de um amarelo-vivo com um pH na faixa de 5,3 à 6,5, indicando que não houve fixação de CO_2, e sim a ocorrência de respiração celular comprovando-se desta forma o aumento do teor de CO_2 livre no meio.

RESULTADOS:

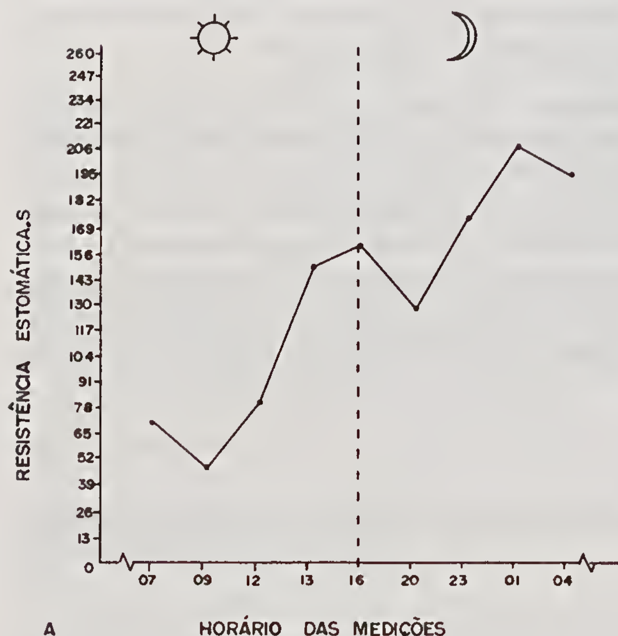
A partir da tomada de dados dos testes fisiológicos obteve-se os seguintes resultados.

ESPÉCIES C3

Figuras 1 a 4 - Medidas fisiológicas para a determinação da via fotossintética nas espécies estudadas. A = Medidas de resistência estomática; B = Tabulação do horário diário e resistência estomática; C = Teste colorimétrico de Kauko e medição adicional do pH; TCK = Teste colorimétrico de Kauko; - = Ausência de fixação de CO_2 noturno; pH = Valor médio do potencial hidrogênico; D = Discriminação da razão 13C / 12C ± 0,2%; δ = Razão; C = Carbono;

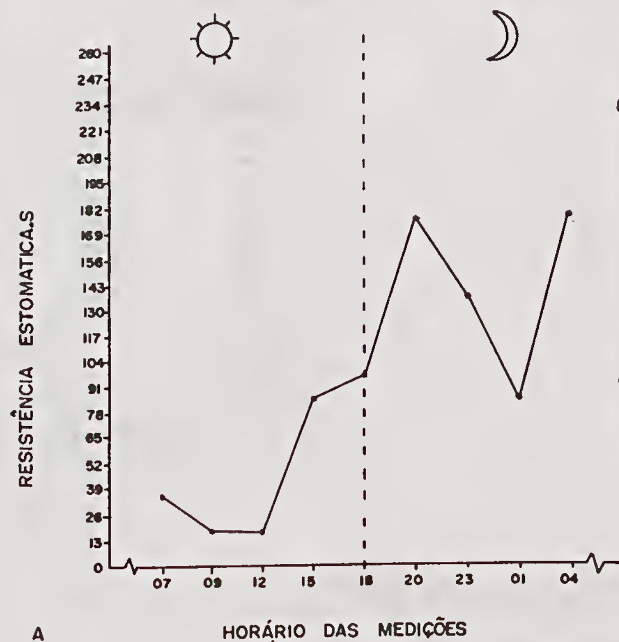


1. Bifrenaria longicornis Lindl.



	HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
B	07	70
	09	46
	12	80
	15	152
	18	160
	20	129
	23	175
	01	213
	04	198
C	TCK = — pH = 5.3	
D	$\delta\ ^{13}C/^{12}C \pm 0{,}2\%$ = -30.2	

2. Cotosetum discolor Lindl.



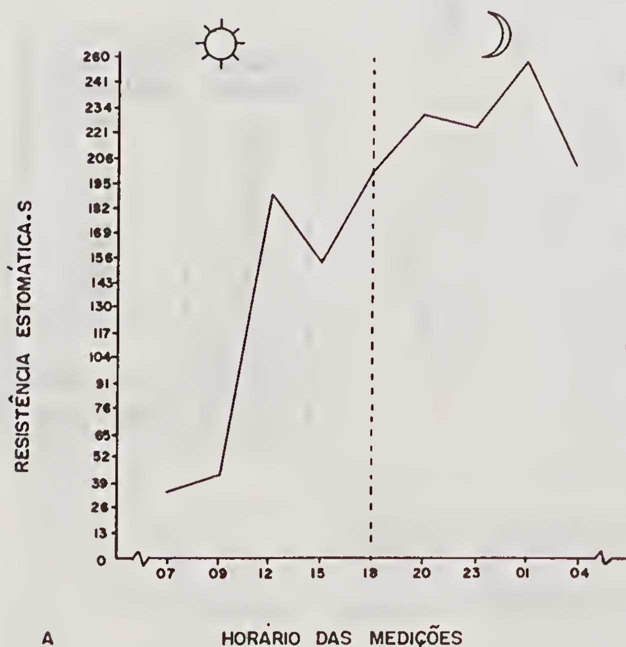
B

HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
07	36
09	16
12	17
15	88
18	96
20	178
23	137
01	86
04	184

C TCK = —
pH = 5,8

D $\delta\ {}^{13}C/{}^{12}C \pm 0{,}2\% = -30{,}8$

3. Encyclia fragrans (Sw.) Lemmé.



B

HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
07	36
09	44
12	192
15	154
18	189
20	230
23	225
01	245
04	204

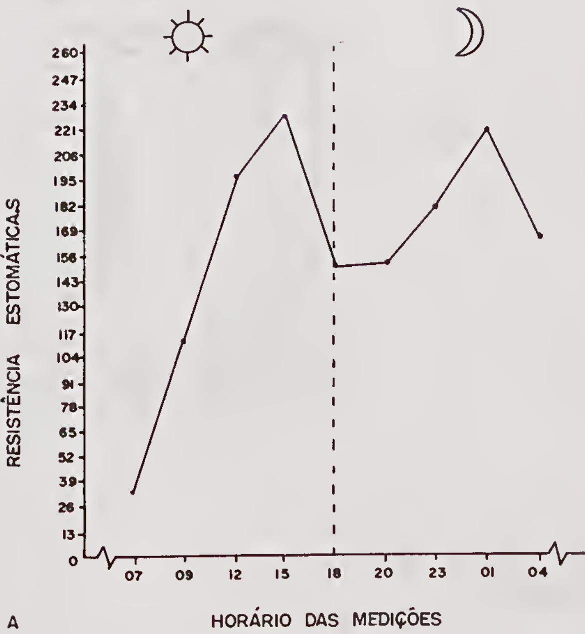
C

TCK = —
pH = 5,6

D

$\delta\ ^{13}C/^{12}C \pm 0,2\%$ = -28,1

4. Epidendrum nocturnum Jacq.



B

HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA. S
07	36
09	113
12	196
15	230
18	147
20	151
23	180
01	220
04	160

C

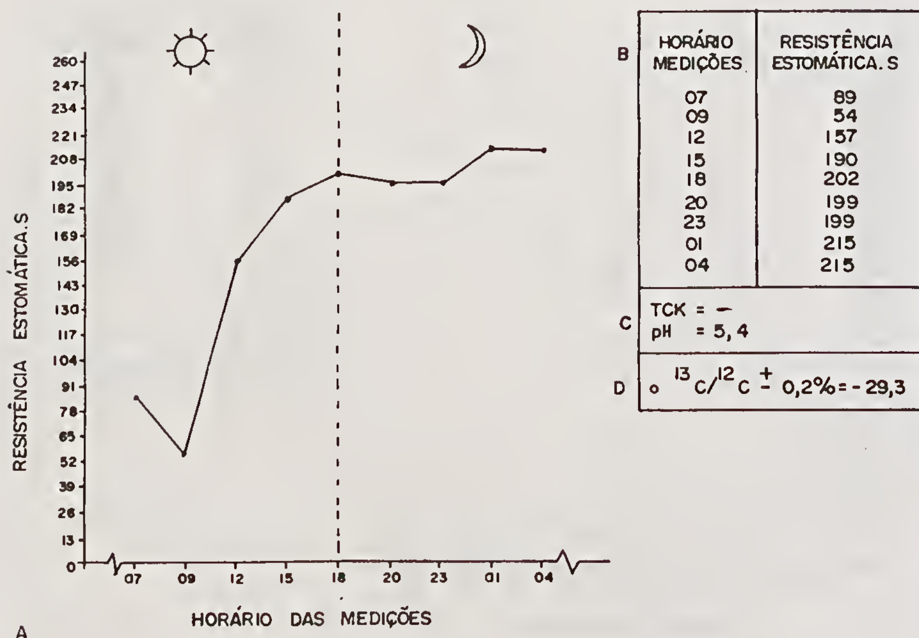
TCK = –
pH = 6,0

D

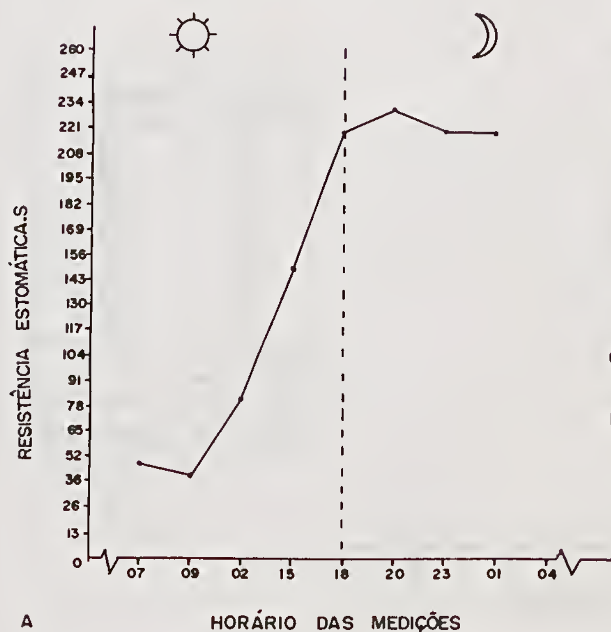
δ $^{13}C/^{12}C \pm 0,2\% = -25,2$

Figuras 5 a 8 - Medidas fisiológicas para a determinação da via fotossintética nas espécies estudadas. A = medidas de resistência estomática; B = Tabulação do horário diário e resistência estomática; C = Teste colorimétrico de Kauko e medição adicional do pH; TCK = Teste colorimétrico de Kauko; - = Ausência de fixação de CO_2 noturno; pH = Valor médio do potencial hidrogênico; D = Discriminação da razão 13C / 12C ± 0,2%; δ = Razão; C = Carbono;

5. Maxilloria camoridii Rchb.f.



6. Moxillario pendens Pobst.



B

HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
07	49
09	42
12	81
15	151
18	216
20	218
23	230
01	216
04	217

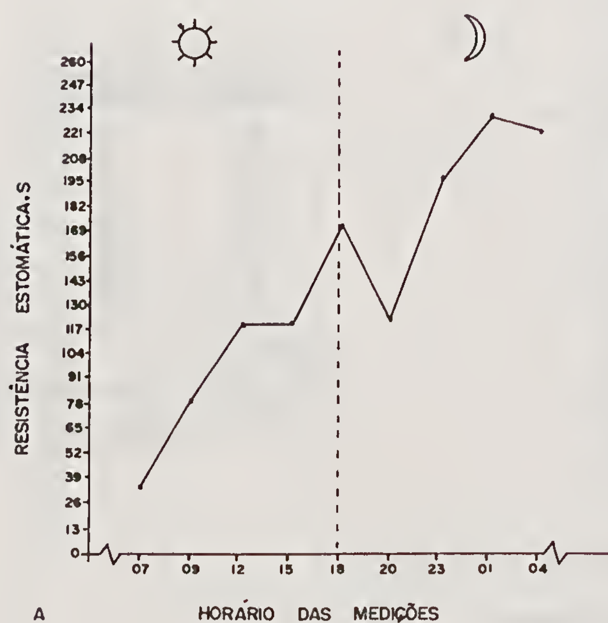
C

TCK = –
pH = 6,5

D

$6\ ^{13}C/^{12}C \pm 0,2\% = -29,6$

7. Sobralia fragrans Lindl.



B

HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
07	33
09	79
12	120
15	120
18	171
20	123
23	196
01	229
04	220

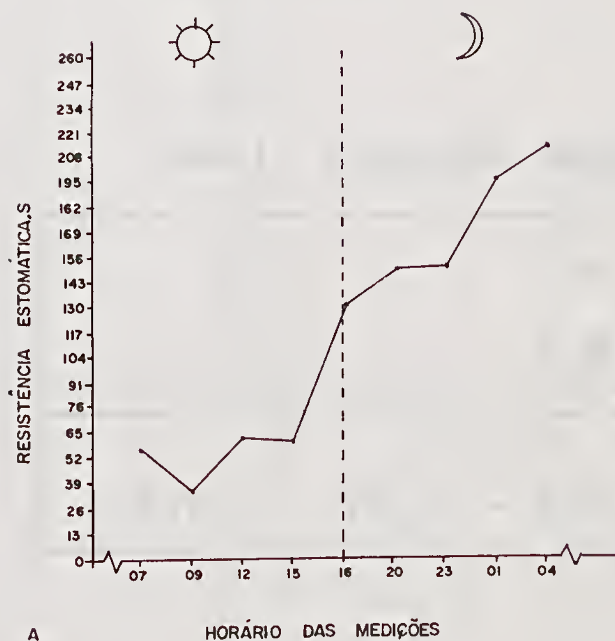
C

TCK = –
pH = 5,4

D

$\delta\ ^{13}C/^{12}C \pm 0{,}2\% = -28{,}7$

8. Sabralia macrophyla Rchb. f.



B

HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
07	56
09	37
12	62
15	60
18	133
20	147
23	150
01	195
04	211

C

TCK = —
pH = 5,6

D

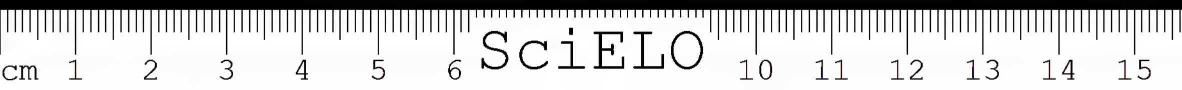
δ $^{13}C/^{12}C$ $\pm$ 0,2% = -28,5

ESPÉCIES CAM

Figuras 9 a 12 - Medidas fisiológicas para a determinação da via fotossintética nas espécies estudadas. A = Medidas de resistência estomática; B = Tabulação do horário diário e resistência estomática; C = Teste colorimétrico de Kauko e medição adicional do pH; TCH = Teste colorimétrico de Kauko; + = presença de fixação de CO_2 noturno; pH = Valor médio do potencial hidrogênico; D = Discriminação da razão 13C / 12C ± 0,2%; δ = Razão; C = Carbono;

9. Brassavola martiana Lindl.

C	TCK = + pH = 8,2
D	$\delta\ ^{13}C/^{12}C \pm 0,2\% = -17,5$

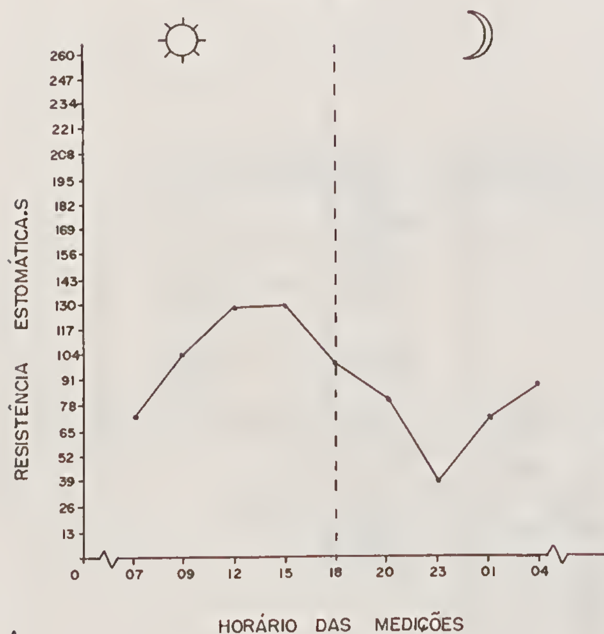


10. Epidendrum huebneri Schltr

C	TCK = + pH = 8,0
D	$\delta\ ^{13}C/^{12}C \pm 0,2\%$ = -17,1



11. Cattleyo eldorado Linden.



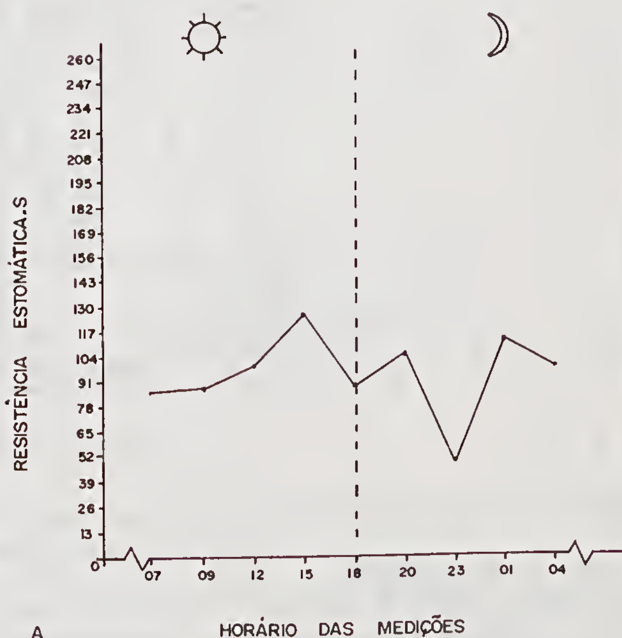
B

HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
07	72
09	103
12	128
15	127
18	96
20	79
23	36
01	69
04	85

C — TCK = +
pH = 8, 8

D — $\delta\ ^{13}C/^{12}C \pm 0{,}2\% = -15{,}3$

12. Epidendrum compressum Griseb.



B

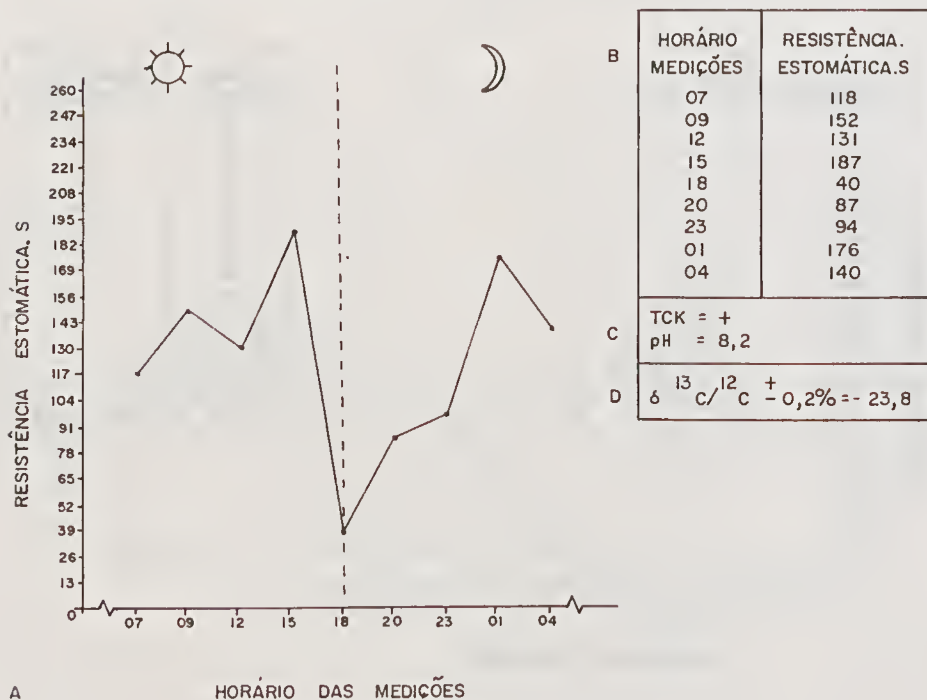
HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
07	87
09	88
12	99
15	126
18	88
20	105
23	46
01	111
04	98

C
TCK = +
pH = 8,0

D
$\delta\ ^{13}C/^{12}C \pm 0,2\% = -17,3$

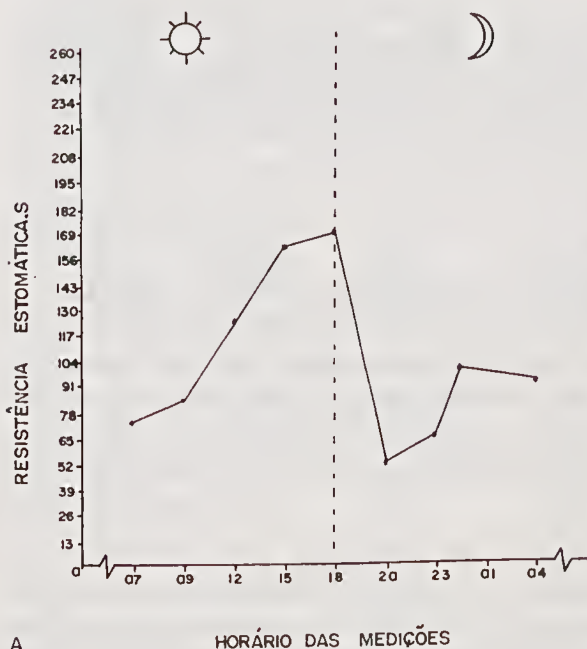
Figuras 13 e 14 - Medidas fisiológicas para a determinação da via fotossintética nas espécies estudadas. A = medidas de resistência estomática; B = Tabulação do horário diário e resistência estomática; C = Teste colorimétrico de Kauko e medição adicional do pH; TCK = Teste colorimétrico de Kauko; + = presença de fixação de CO_2 noturno; pH = Valor médio do potencial hidrogênico; D = Discriminação da razão 13C / 12C ± 0.2%; δ = Razão; C = Carbono;

13. Encyclia vespo (Vell.) Dressl.



cm 1 2 3 4 5 6 SciELO 10 11 12 13 14 15

14 Encyclia tarumana Schltr.



B

HORÁRIO MEDIÇÕES	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA.S
07	74
09	85
12	126
15	164
18	172
20	52
23	66
01	101
04	93

C TCK = +
pH = 9,2

D $\delta\ ^{13}C/^{12}C \pm 0{,}2\% = -15{,}4$

DISCUSSÃO

Considerações sobre as medidas fisiológicas das Orchidaceae do estrato terrestre de vegetação de Campina.

A utilização dos três métodos fisiológicos Resistência difusiva dos estômatos, Discriminação da razão 13C/12C e o Colorimétrico de Kauko mostram-se de grande valia no presente estudo.

Bifrenaria longicornis Lindl., *Catasetum discolor* Lindl., *Encyclia fragans* (Sw.) Lammé, *Epidendrum nocturnum* Jacq., *Maxillaria camaridii* Rchb. f., *Maxillaria pendens* Pabst. e *Sobralia macrophylla* Rchb. f., mostram, baixos valores de resistência estomática diurna (abertura Estomática) e altos valores de resistência noturna (oclusão Estomática). A fixação negativa de gás carbônico noturno testada pelo Método Colorimétrico de Kauko, com o valor médio do pH variando 6,5 a 5,3 ($\bar{X}$ 5,7) e valores

de Discriminação da razão 13C/12C compreendidos entre -30,8 e -25,2, caracteriza-as como possuidoras de vias de fixação CO_2 tipo C_3 (Tabela 3).

Tabela 3 - Quadro sinóptico com os resultados dos testes fisiológicos para a determinação das vias de fixação de CO_2 nas espécies estudadas. ☼↓)↑ = Resistência estomática baixa durante o dia e alta durante a noite; ☼↑)↓ = Resistência estomática alta durante o dia e baixa durante a noite; - = Fixação noturna de CO_2 ausente; + = Fixação noturna de CO_2 presente.

	TESTES FISIOLÓGICOS / ESPÉCIES	DISCRIMINAÇÃO DA RAZÃO $^{13}C/^{12}C \pm 0,2\%$	TESTE COLORIMÉTRICO DE KAUKO	RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA	VIA DE FIXAÇÃO DE CO_2
ESPÉCIES C_3	*Bifrenaria longicornis*	- 30,5	Fixação noturna (-)	☼↓) +	C_3
	Catasetum discolor	- 30,8	= " =		
	Encylia fragrans	- 28,1	= " =	= " =	= " =
	Epidendrum nocturnum	- 25,2	= " =	= " =	= " =
	Maxillaria camaridii	- 29,3	= " =	= " =	= " =
	Maxillaria pendens	- 29,6	= " =	= " =	= " =
	Sobralia fragrans	- 28,7	= " =	= " =	= " =
	Sobralia macrophylla	- 28,5	= " =	= " =	= " =
ESPÉCIES CAM	*Brassavola martiana*	- 17,5	Fixação noturna (+)	. . .	CAM
	Cattleya eldorado	-15,3	= " =	☼+)↓	= " =
	Encyclia tarumana	- 15,4	= " =	= " =	= " =
	Encyclia vespa	- 23,8	= " =	= " =	= " =
	Epidendrum compressum	- 17,3	= " =	= " =	= " =
	Epidendrum luebneri	-17,1	= " =	= " =	= " =

As espécies *Brassavola martiana* Lindl., *Cattleya eldorado* Linden, *Encyclia tarumana* Schltr., *Encyclia vespa* (Vell.) Dressl., *Epidendrum compressum* Griseb., *Epidendrum huebneri* Schltr., mostraram, respectivamente, alto valor de resistência estomática diurna (fechamento estomático) e baixos valores de resistência estomática noturna (abertura estomática). A fixação positiva de gás carbônico, testado pelo Método Colorimétrico de Kauko, com o valor médio do pH variando de 9,2 a 8,0 ($\overline{X}$ 8,6) e valores de Discriminação da razão 13C/12C compreendidos entre -15,3 e -23,8 caracteriza-as como possuidoras da via de fixação de CO_2 do tipo CAM (Tabela 3).

Considerações evolutivas sobre as vias de fixação de CO_2, dos tipos de C_3 e CAM nas Orchidaceae do estrato terrestre de vegetação de Campina.

Das quatro subfamílias de família Orchidaceae que ocorrem no Brasil de acordo com Pabst & Dungs (1975, 1977), observaram-se no estrato terrestre de Campina representantes das subfamílias Neottioideae e Epidendroideae. Dentro da subfamília Neottioideae o gênero *Sobralia*, com as espécies *Sobralia fragans* Lindl. e *Sobralia macrophylla* Rchb. F., enquadra-se como planta C_3. Na subfamília Epidendroideae, na tribo Epidendreae a distribuição da via de fixação de CO_2 dos tipos C_3 e CAM estiveram indistintamente representados. Na mesma subfamília, na tribo Vandeae, apenas ocorreu a fixação do tipo C_3.

Pela pequena amostragem dos representantes das referidas subfamílias e demais categorias taxonômicas abordadas neste trabalho seria temerosa qualquer abordagem evolutiva mais profunda quanto ao aparecimento das vias de fixação de CO_2 na família Orchidaceae. Entretanto, faz-se necessário enfatizar que a via CAM apenas foi encontrada na subfamília Epidendroideae, que é a mais evoluída da família Orchidaceae. A via C_3 ocorreu na subfamília mais primitiva, a Neottioideae e também na Epidendroideae.

Como já foi mencionado anteriormente, a via C_3 é considerada primitiva e a CAM derivada, podendo-se assim, interpretar a ocorrência da via C_3 na subfamília Epidendroideae como uma provável característica primitiva remanescente e a via CAM, um avanço adaptativo para a colonização de ambientes mais xéricos, do tipo da Campina aberta (Figura 15).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dado à grande diversidade de Orchidaceae na Amazônia brasileira, faz-se necessário ampliar os estudos de fixação de CO_2 nas espécies amazônicas, para que se possa obter dados para a compreensão da evolução das vias fotossintéticas de CO_2 e que também se venha detectar uma possível ocorrência de plantas C_4 na família, sendo que, na orquidicultura, as espécies aqui discriminadas como possuidoras de via fotossintética CAM (*Brassavola martiana*, *Encyclia tarumana*, *Encyclia vespa*, *Epidendrum huebneri*, *Epidendrum compressum*) podem ocupar áreas com maior luminosidade, assim como dispensam maior irrigação. As espécies C_3 (*Bifrenaria longicornis*, *Catasetum discolor*, *Encyclia fragrans*, *Epidendrum nocturnum*, *Maxillaria camaridii*, *Maxillaria pendens*, *Sobralia fragrans*, *Sobralia macrophylla*) na sua maioria, necessitam de locais com menor luminosidade e de maior irrigação.



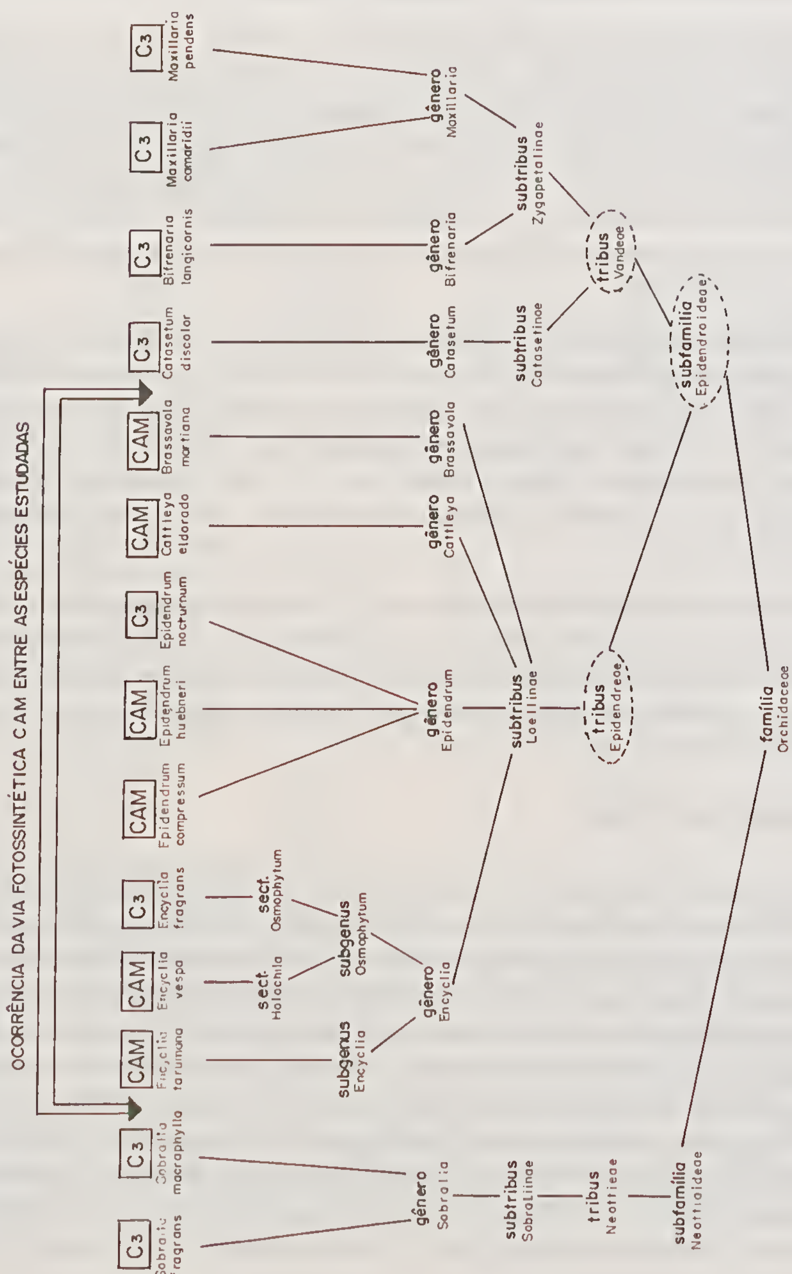


Figura 15 - Esquema de distribuição das vias fotossintéticas C3 (menos avançada) e CAM (mais avançada) nas diversas categorias taxonômicas das espécies estudadas. -- representa os *taxa* mais avançadas, de acordo com Pabst & Dungs (1975, 1977).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARDITTI, J. 1979. Aspects of orchid physiology. *Adv. Bot. Res.*, London, 7: 421-655.

AVADAHANI, P.N.; KHAN, I. & LEE, Y.T. 1978. Pathwais of carbon dioxide fixation in orchid leaves. SYMPOSIO ON ORCHIDOLOGY. Proceeding.: 1-12. Singapore, Orchid Soc. S.E. Ásia.

AVADAHANI, P.N.; GOH, G.J.; RAO, A.N. & ARDITTI, J. 1980. Carbon Fixation in Orchids. In: *Orchid Biology - Reviews and Perspectives, II.* Joseph Arditti Comstock Publishing Associates, p. 175-183.

BENDER, M.M.; ROUVIIANI, I.; VINES, H.M. & BLACK, C.C. Jr. 1973. 13C/12C ratio changes in Crassulacean and metabolism plants. Pl. *Physiol.*. 52: 427-430.

BLACK, C.C. Jr. 1973. Photosythetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. *Annu. Wash.* Yb. 71: 150-161.

BRAGA, P.I.S. 1976. Atração de abelhas polinizadoras de Orchidaceae com o auxílio de iscas - odores na Campina, Campinarana e Floresta Tropical úmida da região de Manaus. *Ciênc. Cult.*, 28 (7): 767-773.

BRAGA, P.I.S. 1977. Aspectos biológicos das Orchidaceae de uma Campina da Amazônia Central. *Acta Amazon*, Manaus, 7 (2), Suplemento: 89p.

BRAGA, P.I.S. 1978. Estudos da flora orquidológica do Estado do Amazonas: III-X *Brassocattleya rubyi* Braga (Orchidaceae) híbrido novo da flora amazônica. *Acta Amazon.*, Manaus, 8 (3): 371-378.

BRAGA, P.I.S. 1979. Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da floresta amazônica. In: Estratégias para a política florestal na Amazônia brasileira. *Acta Amazon.*, Manaus. 9(4): 53-80. Suplemento.

BRAGA, P.I.S. 1981a. Orquídeas da Amazônia brasileira. *Bol. Assoc. Orquid. Amazon.* 1(2): 16-24.

BRAGA, P.I.S. 1981b. Orquídeas da Campina da Amazônia brasileira. Novas ocorrências para o Brasil e taxa novos para a ciência. *Bradea*. 3(23): 170-173.

BRAGA, P.I.S. 1981c. Orquídeas das campinas da Amazônia brasileira. ENCONTRO DE ORQUIDÓFILOS E ORQUIDÓLOGOS DO BRASIL, 1. Anais: 19-43. Rio de Janeiro, Expressão e Cultura.

BRAGA, P.I.S. 1982a. Orquídeas da Amazônia brasileira. II. *Bol. Assoc. Orquid. Amazon.*, 2(1): 85-88.

BRAGA, P.I.S. 1982b. Aspectos Biológicos das Orchidaceae de uma Campina da Amazônia Central. II - Fitogeografia das Campinas da Amazônia brasileira. Manaus, IMPA/FUA, 345p. Tese de doutorado.

BRAGA, P.I.S. 1983. Fitossociologia da Família Orchidaceae - 1. *Bol. Assoc. Orquid. Amazon.*, (3)5: 185-188.

BRAGA, P.I.S. 1987a. Orquídeas - Entrada e Dispersão na Amazônia; *Ciênc. Hoje*, 5(28): 44-51.

BRAGA P.I.S. 1987b. Orquídeas - Biologia Floral. *Ciênc. Hoje*, 5(28): 44-51. Levantamento Fitossociológico das Orchidaceae do estrato terrestre da vegetação de campina aberta e sombreada da Amazônia (inédito).

BRAGA, P.I.S. & VILHENA, R.C.Q. 1981. Estudos sobre a vegetação de campinas amazônicas. VII - Anatomia ecológica de *Epidendrun huebneri* Schltr. (Orchidaceae) e *Phthirusa micrantha* Eichl.



(Loranthaceae). ENCONTRO DE ORQUIDÓFILOS E ORQUIDÓLOGOS DO BRASIL, 1. Anais: 86-106. Rio de Janeiro, Expressão e Cultura.

COUTINHO, L.M. 1963. Algumas infonnações sobre a ocorrência do "Efeito de Saussure" em epífitas e herbáceas terrestres da mata pluvial. *Bol. Fac. Filos. Ciênc. Let. USP*. Botânica, 288(20):83-98.

COUTINHO, L.M. 1964. Algumas informações sobre a capacidade rítmica diária da fixação e acumulação de CO_2 no escuro e epífitas e herbáceas terrestres da mata pluvial. *Bol. Fac. Filos. Ciênc. Let. USP*. Botânica, 289(21): 397-408.

COUTINHO, L. M. 1969. Novas observações sobre a ocorrência de "Efeito de Saussure" e suas relações com a suculência, a temperatura e os movimentos estomáticos. *Bol. Fac. Filos. Ciênc. Let.* USP. Botânica, 331(24):77-102.

COUTINHO, L.M. 1970. Sobre a assimilação notuma de CO_2 em orquídeas e Bromélias. *Ciênc. Cult.*, 22(4):364-368.

CRAIG, H. 1957. Isotopic standards of carbon on Oxigen and Correction factors for Mass-Spectometric Measurements. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, London, 12:133-49.

DUCATTI, C.; SALATI, E. & MATSUI, E. 1979. Método de Análise da Razão 13C/12C em Matéria Orgânica e das Razões 13C/12C e 180/160 em carbonatos. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 51(2) 276-286.

EMBRAPA. 1984. *Bol. Agrometeorol.* (5): 1-24.

EVANS, L.T. 1971. Evolutionary adaptative and environmental aspects of the photosynthetic pathway: Assessment photosynthesis and photorespiration. *Interciência*, 130-136.

HOLTTUM, R.E. 1953. *Orchids of Malaya*. Singapore, Govemment Printing Office.

KANEWASU, E.T.; THURTELL, G.W. & TANNER, C.B. 1969. Desing, calibration and field use stomatal diffusion porometer. *Pl. Physiol.* 44:881-885.

KLUGE, M. & TING, I.P. 1978. Crassulaceam acid metabolism. in: Ecological Studies., Berlin, Springer Verlag., 30p.

MEDINA, E. 1974. Dark CO_2 fixation habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. *Evolution*. 28:677-686.

MEDINA, E. 1977. Introduction a la ecofisiologia vegetal. Programa Regional Desenvolvimento Ciência Tecnologia . OEA, Washington D.C. 102 p.

MEDINA, E.; BIFANO, T. & DELGADO, M. 1976. Diferenciacion fotossintética en plantas superiores. *Interciência*, 1(2):96-104.

MEDINA, E.; DELGADO, M.; TROUGHTON, J.H. & MEDINA, J.P. 1977. Phisyological Ecology of CO_2 fixation in Bromeliaceae. *Flora*. 166:137-152.

MEDINA, E. & TROUGHTON, J.M. 1974. Dark CO_2 Fixation and the Carbon isotope raio in Bromeliaceae. *Pl. Sci. Lett.* 2:37-362.



OSMOND, C.B.; ALLAWAY, W.G.; SUTTUN, B.G.; TROUGHTON, J.H. QUEIROZ, O.; LUTTGE, V. & WINTER, K. 1973. Carbon isotope descrimination in photosynthesis pf CAM plant. *Nature*. 246:41-42.

OSMOND, C.B. 1978. Crassulaceam acid metabolism: a curiosity in contex. *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, 29:379-414.

PABST, G.J.F. & DUNGS, F. 1975. *Orchidaceae brasiliensis*. v.1. Hildeshein, Brucke-Verlag Kurt Schmerson, 408p.

PABST, G.J.F. & DUNGS, F. 1977. *Orchidaceae brasiliensis*. v.2. Hildesshein, Brucke-Verlag Kurt Schmerson, 418-p.

RIBEIRO, M.N.G. 1983. *Bol. Meteorol.*, Manaus: 1-7. Jul/dez.

RIBEIRO, M.N.G. & SANTOS, A. 1975. Observações macroclimáticas no ecossistema Campina Amazônica. *Acta Amazon.*, Manaus 5(2): 183- 189.

SZAREK, S.R. & TROUGHTON, J.H. 1976. Carbon isotope ratios in Crassulaceam Acid Metabolism plants. (Seasonal pattems plants in natural stands). *Pl. Physiol.*, 8:367-370.

TROUGHTON, J.H.; CARD, K.A. & HENDY, C.H. 1974. Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. *Carneg*. Yb. 73:768-780.

WIESBERG, L.H.G. 1981. O Teor de Carbono como indicador do tipo de metabolismo na fixacão de CO_2 por orquídeas. ENCONTRO DE ORQUIDÓFILOS E ORQUIDÓLOGOS, 1. Anais: 127-138. Rio de Janeiro, Expressão e Cultura.

WITHNER, C.L. 1974. Developments in Orchid Physiology. (Enviromental factors and Orchid Development). In: *The Orchids, scientific studies*. New York, John Wiley, p. 129-168.

Recebido em 02.06.91
Aprovado em 27.04.92

